

水田雑草とは何か
— 植物の水田環境への適応の視点から —

伊藤 一幸*

Weeds in paddy fields

— From the view point of adapted plants to paddy eco-system —

Kazuyuki Itoh*

イネの雑草

世界で最も古い水田は約 6000 年前に中国華南の長江付近の遺跡から発掘されている。日本に至っては 2000 年ほど前の九州唐津の遺跡が最も古い程度である。炭化米での年代測定ではもう少し時代を遡ることができるが、稲作は弥生時代のトレードマークであるので、まあ古さと言ってもこんなものであろう。これからももっと古い遺跡から水田跡が発掘されるだろうから、ここでは仮に稲の栽培された歴史を 1 万年前からとしよう。最も古い水田が現在でもそのままあるとしても一万回の稲作が連続して行われたことに過ぎない。詳細なデータは知らないが、現在日本のイネの連続栽培はせいぜい数百年の歴史であり、水田雑草はこの一万回の稲作の間に田んぼの雑草として生まれてきたことになる。第二次世界大戦後の開田や 70% 近い基盤整備率を示した圃場整備も連続栽培の断点と考えれば、イネの平均連続栽培年数はもっと短くなる。

生物の進化から考えて、一万年はそれほど長い時間ではない。少なくとも高等植物はその百倍や千倍の世代を過ごしている。水田に適応した植物の本来のハビタットはどこであったろうか？

東アジアや東南アジアの水田はモンスーン気候地帯の河川の後背湿地をイネが栽培しやすいように平らに変えたところである。川は洪水などの時に上流から多量の土砂や養分を運び、広い氾濫原を作ってきた。洪水の流れは蛇行する。曲がったところから土砂を削り取り、広くなったところや河道の両脇に堆積する。下流では河底に

も土砂が堆積して河床が高くなる。このため川から少し離れたところには三日月湖や湿地が自然に形成される。これが後背湿地といわれているところである。湿地を田んぼにするとと言っても、ほぼ平らなところを区切って畦を作り、平らにならして水が貯まるようする。それに用水路でもあれば立派なものである。そこに春になってイネの苗を植えて、秋になって収穫するだけのことである。

イネ自身は日本にはなかった。その経路ははっきりしないが、イネは大陸から持ち込んだものである。持ち込んだイネ初にはタマガヤツリやコナギの種が付着していたとしても何ら不思議ではない。この証拠は 100 年ほど前に日本からオーストラリアやカリフォルニアへの移民が持ち込んだイネの種籾のために、これらの植物が渡来先で水田雑草化したことが知られている (伊藤 2000)。

水田環境とは？

水田とはどんな環境であろうか。分かりやすい特徴を第 1 表に示した。①秋から春の間に耕耘をする。すなわち最低年に 1 回は耕耘する。小麦や大麦を冬作に作ることもあるし、レンゲやナタネを作ることもある。②田んぼは必ず代かきが行われる。代かき作業には大きく 3 つの目的がある。田んぼの均平、漏水防止、雑草防除の 3 つである。代かきの 3 つ目の目的については後で詳しく述べるが、前 2 者だけでも二次遷移初期の環境として重要なことである。③イネの収量を上げるために肥料を入れる。④イネだけを高い密度で植える。⑤水深を 3 ~ 5 cm に保つ。⑥除草をする。⑦イネを収穫する。

* 独立行政法人 農業環境技術研究所

現在：東北農業研究センター 〒020-0123 盛岡市下厨川赤平 4

National Agricultural Research Center for Tohoku Region, 4 Akahira, Shimo-kuriyagawa, Morioka 020-0123, Japan

第1表 水田の管理と雑草の適応

水田の管理	雑草の適応
①年に1回は耕耘する。	①耕耘による出芽促進
②代かきが行われる。	②代かきによる出芽適性
③肥料を入れる。	③富栄養条件への適応
④水稲だけを高い密度で植える。	④競合力・耐陰性
⑤水深を3～5cmに保つ。	⑤浅水深への適応
⑥除草をする。	⑥水稲への擬態, 地下部の配分増, 不定芽の増加, 除草剤耐性の増大
⑦秋には収穫される。	⑦早熟性, 短日植物

これらの作業の季節は決まっており、品種に合わせて管理が行われる。この環境に植物が生育するためにはその生活史を極力イネに合わせる必要がある。①耕耘されることにより芽が出やすいように、②代かきされたら出芽しやすいように、③富栄養な条件でも肥料負けしないように、④イネの群落の中で生きていけるように、⑤水深が3～5cmで生育しやすいように、⑥手で草を取るときは、何とか完全に取られないように地下部を大きくし、不定芽の数を増やす、イネと間違えるようにイネにできる限り似せる、除草剤が普及したらそれに負けないような適応をとる、⑦イネが刈り取られるのと一緒に収穫されるか、より早く熟す種をつける。これらのすべての条件を満たす雑草はそう多くはない。通常は20種、日本全国でみても200種程度に限られる。

耕耘作業への耐性

カリフォルニアでみられるような不耕耘水田にはヨシ、ガマ、マコモが生える。これらの草種は耕耘されている日本の水田には入り込めない。いずれも生育力はきわめて旺盛であるが、これらの湿性多年生植物の地下茎は耕耘されることにより活力を失うからである。これに対して、ミズガヤツリ、ヒメホタルイ、シズイ、オモダカなど塊茎が増える多年生雑草やタイヌビエのように耕耘されることによって発芽が覚醒されるような一年生の水田雑草は耕耘されることを好む。ミズガヤツリはロータリで耕耘されると塊茎が細かく切断され、不定芽が伸張して、頂芽優勢をとっていた耕耘前よりも個体数が増える。こうした現象は畑作におけるヒルガオ類やハルジオンの根茎と共通した雑草的特性である(伊藤2000)。

また、耕耘は埋土種子にとって埋土位置を変更し、種子周辺への酸素を供給する作用がある。また、種子周辺の二酸化炭素、エチレンなど各種のガス環境も変わる。植物には耕耘されると芽が出やすい雑草的なものと耕耘

第2表 代掻き条件への雑草種子の適応

- | |
|---|
| ①種子の自己分散能力を問われない(沈むより浮いた方がよい)。 |
| ②小型の種子が出芽するためには代かき後には土壌表面に集まる必要がある(光発芽性)。 |
| ③ここに集まれなかったものは環境休眠をし、二次休眠に入ることができる。 |
| ④長期間にわたって種子の寿命を維持するため、例年同じ時期に作業があり、予測できる環境で生育できるので、決まった量で翌年に出芽できる機構が良い(周期性、季節性、一年生の戦略)。 |

されると芽が出にくくなる湿地型や森林型のものがある。

代かき作業への適応

先にも述べたが、代かきの目的は均平化、漏水防止、雑草防除である。なぜ雑草防除かと言うと、代かき作業はソロバンの「ご破算に願ひましては」であるからである。それまでに発芽していた植物を土中に埋めるとほとんどのものは窒息する。すべての植物はその繁殖のために代かき直後に発芽しなければならない。しかし、代かきの時期は例年決まっている。この時期に合わせて休眠を覚醒しておけばいい。タイヌビエやイヌホタルイにこのような季節性が強いことが知られている。代かきの方法は耕耘した後に水を入れ、耕土をかき混ぜて均平にすることである。人力であろうと、畜力であろうと、トラクターであろうとやることは同じである。代かき後雑草は泥の中で早く発芽し、早く定着する必要がある。代かき作業を長年繰り返したことにより水田には耕盤が形成され、水が漏りにくくなった。この操作に植物側からの適応として第2表にまとめた。農民により、またかんがい水により種を拡散してくれるので、①種子の自己分散能力を問われない。とくに小さな種子について言えることであるが、②代かき後に種子が土壌表面に集まる必要がある。ここに集まれないと代かき直後の発芽の機会が失われる。③②で集まれなかったものは環境休眠に入り、湛水による土壌還元の前や季節が来るとほとんどの水田雑草は二次休眠に入る。これはシードバンクとして翌年以降に存続する必要があるからである。種子の寿命は永い必要がある。反対に、④不良環境で長期間種子寿命を維持するより、毎年予測できる環境であるのである程度は翌年に出芽できる機構が良い。これらをさらに雑草の生態との関係で下記に整理した。

1. ②と③の要件を満たすためには種子や塊茎における光発芽性は非常に都合の良い特性である。多くの水田雑

第3表 栽培種、野生種、雑草種の適応的特徴 (Oka 1988 を改変)

特徴	栽培種	野生種	雑草種
生育地	人為管理下 肥沃地	通常は湿地に生育 安定から不安定	人為攪乱下 通常は肥沃地
地位	人為的な種子の供給 耕耘, 除草下	独自の植物群落の形成	人為環境下における独自の拡散
適応のモード	生産性と収量の安定性	ストレス耐性と競争的戦略	栽培品種への擬態 攪乱耐性戦略
器官への分配	主として種子生産	高い～低い再生産器官への分配	通常高い繁殖器官への分配
栄養繁殖	可能であるが一年生作物として管理される	戦略に応じて高いものから低いものまで様々	通常は低い 種子による補充
受粉	自殖が主体	部分的な自殖, 変異が大	中間的
種子の分散	収穫される, 低脱粒率	自然脱粒率が高い	自然脱粒率が高い
種子の休眠	通常は浅い, 同一時期に収穫される	通常は深い, ばらばらに収穫される	中間的, 発芽は不斉一
日長感応性	高い～低いものまで	通常は高い	変異に富む, 栽培品種への擬態
表現型の可塑性	通常は低い	通常は高い	通常は高い
種子の稔実	均一	揃って熟さない	比較的均一
日本における生育地	移植水田	ない	乾田直播で雑草化

草は光発芽性の段階を持つ。

2. 代かき時期の周期性から休眠と休眠覚醒に年間の周期性 (バイオリズム) が重要となる。これはタイヌビエやイヌホタルイの種子の休眠性に関して宮原などの多数の論文がある (宮原 1972, 渡辺ら 1991)。

3. 全部の種子が発芽してしまっただけでは人間による攪乱が強過ぎたとき滅亡の恐れがあるので, 発芽は同時ではなく, だんだんと続くことが好ましい。まして, すべて出芽してしまう休眠のないものでは長期的な存続は不可能と考えられる。種子だけでなくオモダカやクログワイの塊茎からの出芽もより長い発生活消長を示す。

4. 出芽条件を満たさない場合はただちに二次休眠に入ることがシードバンクを長持ちさせる戦略である。コナギなどの一年生雑草の発芽と休眠の関係は古くから研究されてきた。

5. ①からも明らかなように特別の種子散布器官を必要としない。ただし, 一部にはタマガヤツリなどのように小型の種子は水に浮く機構を持っているものがある。オモダカ属3種の種子の翼, 小粒種子の表面張力による種子の浮遊が種子の分散には役立つ。

6. ④に示したように, 土中における生存種子の寿命を長く保つための殻は湖の底の場合より薄く, 攪乱されたらすぐに出芽できるイヌホタルイやタイワンヤマイのようなものがよい。(コウキヤガラ, ホタルイ, クログワイの種子のように種皮や殻の厚い多くの多年生植物は生産されて数年間はまったく出芽しないものが多い)

このように定期的な代かき作業と個々の水田雑草の生

態とは深く関係し, 進化してきている。

その他の水田環境への適応

発芽さえしてしまえば湛水環境で生活史をまっとうできる植物は数多い。浅い湛水条件で出芽できるものは本当に限られている。タイヌビエ, アゼナなど多くの水田雑草は代かき後の土壌の表層が酸化的条件の間に出芽しなければならない。中にはイヌホタルイやコナギのように還元条件でも出芽できるものもある。多年生雑草と言われるオモダカ, クログワイ, ヒルムシロなども土壌が還元状態でも出芽できる。イヌビエであっても湛水環境に適応しつつあるものがある。

浅い湛水への適応はセキショウモ, マルバオモダカ, ミズオオバコのような純粋な沈水植物には向かない。生育初期の湛水環境では沈水葉を展開し, すぐに気中葉が展開できる種でないと定着できない。従って, 水田雑草の種数は限られる。

稲村 (1993) はクログワイの塊茎形成と光環境, 水稲との競合条件をモデル化して検討している。オモダカはだんだんと発生する (伊藤・宮原 1989)。後から発生してすでに群落が確立していれば花茎を出さずに塊茎だけに投資する。ウリカワのような線形葉だけ抽出した段階で, 短くて細い地下茎の先にたった一つの塊茎を形成することもある。

国外から日本列島に侵入した雑草が各地に拡散するには, それぞれの緯度に応じた日長条件への同調が必要で

第4表 雑草の基本的特性 (山口・梅本 1991 を改変)

L. J. キングの考え方	H. G. ベイカーの考え方
(1)望まれない場所に生育する	(1)多様な環境条件に適した発芽要求性を持つ
(2)競争的で攻撃的な修正を持つ	(2)内的に支配された不連続な発芽と種子の長い寿命がある
(3)野性的で強大に育つ	(3)開花までの栄養成長が早い
(4)除草に対する耐性と残存機能を持つ	(4)生育が許容される間に継続して種子生産を行う
(5)しばしば大きい集団を形成する	(5)自家和合性である
(6)役に立たず、嫌われる	(6)他家受粉の場合、特殊な送粉昆虫や風などを必要としな
(7)人や家畜、作物に害をなす	(7)良好な環境条件下で高い種子生産をする
(8)播種や栽培の手助けなしに自然に生育する	(8)不都合な環境条件下でもわずかな種子を受ける (環境耐性と可塑性を 持つ)
(9)高い繁殖能力を持つ	(9)長距離及び短距離の散布に適する
(10)景観として見たときに異常である	(10)多年草の場合、旺盛な栄養繁殖や断片からの再生産をする
	(11)多年草の場合、折れやすいが引き抜きにくい
	(12)ロゼットなどの特殊な方法で種間競争を行う

ある。梅本 (1997) によると史前帰化植物であるタカサブロウはそれぞれの生育地の日長条件に応じて開花するが、侵入してそれほど長くないアメリカタカサブロウはどこから採集しても日長条件の差違による開花時期に変化がない。

水田雑草としての適応

手取り除草への適応として、とくにタイヌビエやヒメタイヌビエで顕著なことであるが、雑草の草型がイネに同調するようになる。株が直立し、葉身が立ちひとめでは雑草と分からないように擬態してきた。出穂期も水稲より早くも遅くもない時期に揃えられてきた。

Oka (1988) が示すように水稲には栽培型、雑草型、野生型がある (第3表)。ほとんどの作物でこの3つのタイプがみられている。これはとりもおさず作物の原産地では栽培型は野生型から生まれ、雑草型が付き添っていることの現れである。

雑草から見れば除草手段が手取り除草から化学物質への変更であれば、それに適した戦略がとられる。基本的に適応の様式を大幅に変更しなければならないが、水田で生き残るためには新しい防除法にどのように立ち向かうかはそれぞれの雑草に戦略があるように見える。スルホニルウレア剤にも、カーバメート剤にも、耐性を示す雑草はない。こうしたときに雑草の種内の変異が大きいことが適応の幅を広げる要素となる。

雑草の基本的な特性は多くの研究者により社会科学的な定義から、雑草生物学的な定義までたくさんある (第4表)。畑雑草よりも湛水環境への適応の面で水田雑草の方がより適応の様相が特殊化しており、日本人にはより人臭さがあるように感じられる。

早期栽培のイネの刈り後から降霜までの生活環の完結

戦後、水稲栽培が早期栽培化し、冬作が減少したことから、水稲収穫後から降霜までの期間に発芽し、結実するアゼナ類などの超小型の雑草が多くみられている。これも水田環境への適応であり、除草剤抵抗性を獲得できなかった雑草の一つの生き残り戦略となりうる。

休耕田・部分休耕田での増殖

米余りのなかで休耕田・部分休耕田が増加している。耕作放棄田は遷移が進むのでそれへの適応は種子の休眠性を深くするなど難しいものがあるが、雑草にとって休耕田はイネのない水田と位置づけられる。これほど恵まれた生活場所はない。唯一の条件は他の雑草に負けない一歩でも早く覆う適応が求められる。でもこの特性は水田で培ってきたものである。

水田ムギの雑草

水田に適応したものはイネの雑草だけではない。秋に発芽し小麦や大麦の中に生育するものもある。主なものはスズメノテッポウ、スズメノカタビラ、タネツケバナ、ナズナ、ノミノフスマなどである。これらを水田冬雑草という。ここでは水田冬雑草の水田環境への適応を述べてみたい。これらの植物は種子をつけるやいなや水田は湛水条件となる。湛水土中条件で生存し、水田が落水されると発芽できる機構を獲得する必要がある。この条件に適応したのが水田型スズメノテッポウであることはよく知られている (松村 1967)。

富永・藤本 (2000) がドクムギで指摘しているようにムギの種にドクムギが入るように種子サイズの拡大す

る場合もある。カラスムギ、イヌムギなども同様である。雑穀の栽培型、雑草型、野生型の分化はどの穀類でも言えることであるが人間が関わってきた歴史そのものである。

まとめ

水田雑草とは湿性の二次遷移初期を好む植物であった。これらの植物は湿性の二次遷移初期に生活できる条件をそなえていた。さまざまな耕耘作業への耐性があり、種子の寿命も比較的長かった。代かき作業にも適応し、不適当な条件に埋設された種子は水田土壌の還元化が進むにつれて二次休眠に入り、土中で越冬した。植物体は3～4ヶ月間の浅い湛水への適応がみられ、擬態などの手取り除草への耐性、さらには除草剤への抵抗性すら獲得した。生育後半の水稲による遮光環境、貧栄養など競争条件への適応や雑草の水稲への同調もみられている。

これら競争環境を避け、早期栽培における水稲の刈り後から降霜までの期間を利用するものや休耕田・部分休耕田での増殖するものもみられた。一方、水田麦作の雑草はこれとは反対に冬作への適応がみられている。種子の休眠機構と越冬は夏雑草と逆の適応である。麦作の減少により麦作に同調した雑草は減少している。

引用文献

稲村達也 1997. 除草剤連用下におけるクログワイ生育

過程のモデル化と水稲への雑草害の予測. 雑草研究 38 : 36 - 42.

伊藤一幸 2000. ハルジオン. 「マングースとハルジオン」. 岩波書店, 東京, pp.67 - 144.

伊藤一幸・宮原益次 1989. 水田多年生雑草オモダカ繁殖体の生存状態と出芽に関する生態学的研究 第5報 塊茎からの発生活長と出芽に及ぼす要因. 雑草研究 34 : 299 - 307.

松村正幸 1967. 雑草スズメノテッポウの種生態学的研究. 岐阜大農研報 25 : 129 - 208.

宮原益次 1972. 水田雑草タイヌビエ種子の休眠性に関する生理生態学的研究. 農事試験場研究報告 16 : 1 - 62.

Oka, H. I. 1988. Origin of Cultivated Rice. Japan Scientific Societies Press, Elsevier, pp.254.

富永 達・藤本 武 2000. エチオピア・マロにおけるドクムギ (*Lolium temulentum* L.) の多様性の進化 — 特に植物体の色と穎果の芒について —. 雑草研究 45 (別) : 176 - 177.

梅本信也 1997. タカサブロウの起源. 山口裕文編著 「雑草の自然史—たくましさの生態学」. 北海道大学図書刊行会, pp.35 - 45.

渡辺寛明・宮原益次・芝山秀次郎 1991. 水田土壌中におけるイヌホタルイ種子の生存状態と発生. 雑草研究 36 : 362 - 371.

山口裕文・梅本信也 1991. 雑草生物学概説. 雑草研究 36 : 1 - 7.